

ULTRASTRUCTURE DES RACINES STRIÉES CONTRACTILES D'UN *TETRASELMIS* MARIN

A. BOILLOT*

MOTS CLEFS . Prasinophycée, appareil flagellaire, ultrastructure, microfibrilles, spiralisation.

RÉSUMÉ. — L'appareil flagellaire d'un *Tetraselmis* marin, (Prasinophycée à 4 flagelles) a été étudié en considérant plus particulièrement les racines striées contractiles (rhizoplast).

Ces racines sont formées d'unités périodiques dont l'aspect et la taille diffèrent suivant le degré de contraction. Les microfibrilles qui les constituent ont un diamètre de 3 nm environ. Elles sont généralement torsadées par deux faisant des échelons de diamètre variable. On retrouve ici le mécanisme de contraction par spiralisation connu chez d'autres Protistes.

SUMMARY. The flagellar apparatus of a marine *Tetraselmis* (Prasinophyceae) with 4 flagella has been studied with special reference to its contractile striated rootlets.

These rootlets are composed of repeat units whose aspect and size change when contracting. The constituting microfilaments are about 3 nm in diameter. Coiling mechanism of contraction is seen in these organelles like in other Protists.

INTRODUCTION

1) La connaissance de l'ultrastructure de l'appareil flagellaire des algues s'est beaucoup accrue ces dernières années (pour une revue générale, voir MOESTRUP, 1982).

A la suite de MANTON (1965), les auteurs ont compris l'importance des caractères de l'appareil flagellaire dans la recherche des affinités phylogénétiques des espèces, particulièrement chez les algues vertes (PICKETT-HEAPS, 1975; MOESTRUP, 1978; STEWART et MATTOX, 1978; MELKONIAN, 1980). Parmi celles-ci, les Prasinophycées occupent une place particulière et importante, reconnue de longue date (CHADEFAUD, 1941) et délimitée plus récemment (CHRISTENSEN, 1962). Leur appareil flagellaire, étudié chez différents genres, se révèle très complexe; un trait remarquable est la présence de deux puissantes racines fibreuses appelées «rhizoplast». Il a été démontré que ces racines sont

* Laboratoire de Protistologie marine, Station Zoologique, 06230 Villefranche/Mer, France.

contractiles, et que les phénomènes de contraction et d'extension sont en relation avec la teneur en calcium et en ATP des cellules (SALISBURY et FLOYD, 1978; SALISBURY, 1982).

2) On sait maintenant que la contraction de certains organismes s'explique selon les cas : a) par le glissement de fibres les unes dans les autres provoquant le raccourcissement - b) par la torsion ou la spiralisation d'éléments microfibrillaires de très petits diamètres; c'est le cas des myonèmes de certains Ciliés tel le *Stentor* (BANNISTER et TATCHELL, 1968; HUANG et PIKELTA, 1973), d'Héliozoaires comme *Sticholonche zanzlea* (CACHON et al., 1977; CACHON et CACHON, 1981) ou encore d'Acanthaires (FEBVRE et FEBVRE-CHEVALLIER, 1982) ainsi que des racines flagellaires striées de Dinoflagellés (CACHON et al., 1982).

Cette étude concerne l'appareil flagellaire de *Tetraselmis* sp. *in situ*; l'observation d'un grand nombre de coupes de racines striées contractiles permet de comprendre l'agencement des constituants microfibrillaires et par conséquent, de savoir si la contraction et la relaxation de ces organites procèdent du même mécanisme que celui des myonèmes.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le *Tetraselmis* étudié est une espèce marine provenant de la collection de D. Pesando (laboratoire de l'INSERM, à Villefranche-sur-mer), où elle est classée sous le nom de *Platymonas* sp.

Avant la fixation, les échantillons sont repiqués dans l'eau de mer enrichie (milieu ES de Provasoli, 1968) et laissés 6 à 7 jours en lumière continue sous des tubes fluorescents (lumière du jour) à 20°. Dans ces conditions l'espèce se développe rapidement sous sa forme nageuse. Ce sont des petites cellules (10 à 12 µm de longueur) légèrement comprimées (5 à 7 µm de largeur) munies de 4 flagelles. Ces flagelles sont insérés dans une dépression apicale bien visible au microscope optique. L'espèce n'a pas été déterminée, mais la structure du pyrénocyste vue au microscope électronique (Pl. I, fig. 1) permet de la placer dans le sous-genre *Parviselmis* (HORI et al., 1982).

Les fixations ont été faites pendant 15 minutes dans la glutaraldéhyde à 2 % additionnée de formaldéhyde à 2 % dans un tampon cacodylate 0,4 M (ajusté à pH 7,2), et ont été suivies de trois lavages (de 6 mn dans le tampon) par centrifugation (15000 tour/min.). Puis le culot a été postfixé par de l'acide osmique à 2 % dans le tampon pendant 15 mn. Enfin, après trois lavages dans du tampon progressivement dilué, le culot a été consolidé par de l'agar à 1 % dans l'eau distillée, puis débité en petits blocs de 1 mm de côté. Ce matériel a été ensuite déshydraté et inclus dans de la résine à basse viscosité (SPURR, 1969). Les coupes contrastées à l'acétate d'Uranyle et au citrate de Plomb ont été observées aux microscopes électroniques Hitachi 11H et 11C du laboratoire de Protistologie marine de la Faculté des Sciences de Nice.

III. — RÉSULTATS

La disposition relative des organites correspond aux figures données par les auteurs pour différentes espèces de *Tetraselmis* (MANTON et PARKE, 1965; McLACHLAN et PARKE, 1967; MELKONIAN, 1979; NORRIS et al., 1980); les principales structures de l'appareil flagellaire déjà signalées dans d'autres cas ont été retrouvées dans l'espèce étudiée ici (MELKONIAN, 1979; ROBENEK et MELKONIAN, 1979; NORRIS et al., 1980; SALISBURY et al., 1981). Des variations semblent cependant se produire au niveau des interconnexions entre ces structures, qui reflètent peut-être des différences entre les espèces étudiées. Il est vrai que la complexité de cet appareil rend souvent son interprétation difficile. Des blocs-diagrammes de l'appareil flagellaire ont été donnés par différents auteurs pour le genre *Tetraselmis* (NORRIS et al., 1980, fig. 37; SALISBURY et al., 1981, fig. 2). Pour replacer les racines striées contractiles dans ce complexe, j'en donne une brève description :

I - Appareil flagellaire intracytoplasmique

— les 4 *cinétosomes* (= 2 paires) ou corpuscules basaux, à l'origine des axonèmes, sont juxtaposés en une ligne plus ou moins droite, visibles en coupe transversale (Pl. II, fig. 5, 6, 7), et parallèles entre eux selon leur grand axe. Ils sont interconnectés par des structures fibrillaires striées — system I fibres de MELKONIAN, 1980 — (Pl. II, fig. 6, 9). De plus, des «rubans» étroits en forme de Z (Pl. II, fig. 5) réunissent les 2 corpuscules basaux de chaque paire (SALISBURY et al., 1981).

— 4 *unités de structure complexe* (rhizanchora, selon SALISBURY et al., 1981) se trouvent sous la dépression flagellaire, directement contre le plasmalemme. Ce sont des masses arrondies et disposées en croix, à peu près sur un même plan. Ce plan est perpendiculaire à celui défini par le grand axe des corpuscules basaux. En coupe longitudinale les rhizanchora apparaissent multistratifiés et sont associés à des microtubules (Pl. I, fig. 4, 3). L'extrémité proximale des rhizanchora semble s'appuyer sur les corpuscules basaux au voisinage de leur jonction avec les racines striées contractiles (Pl. I, fig. 1).

— les 2 *racines striées contractiles* (souvent appelées rhizoplast)¹ insérées sur les corpuscules basaux, s'appuient intimement sur le noyau, de part et d'autre de celui-ci (Pl. I, fig. 1, 2) et s'étirent vers la périphérie de la cellule jusqu'au plasmalemme auquel elles sont connectées par de gros cordons fibreux (Pl. II, fig. 9). En coupe transversale et longitudinale, la partie proximale de ces racines apparaît bifurquée, l'une des bifurcations s'insinuant entre une paire de corpuscules basaux, l'autre semblant rejoindre la seconde paire (Pl. II, fig. 6, 9); selon SALISBURY et al. (1981, fig. 2) ces racines possèdent 5 bras dont 4

1. Suivant MELKONIAN (1980) le terme de rhizoplast devrait être abandonné. Il désigne des structures spéciales (observées en microscopie optique) unissant l'appareil flagellaire au noyau, et donc ne convient pas dans tous les cas. Cet auteur propose le terme «System II fibres».

les lient au rhizanchora. La partie distale arrive généralement environ au 1/3 supérieur de la cellule, l'une des 2 racines se terminant non loin du stigma (Pl. I, fig. 1) (ROBENEK et MELKONIAN, 1979). Leur longueur totale varie de 1,25 à 3,15 μm . Quand la racine est contractée (faible longueur) elle provoque une invagination de la paroi cellulaire au point d'insertion sur le plasmalemme, sans que (le plus souvent) celui-ci se détache de la paroi (Pl. II, fig. 9; Pl. IV, fig. 14 et 15).

2. Structure des racines striées contractiles

Elles sont formées de bandes transversales bien visibles en coupe longitudinale; on y distingue des séries d'unités périodiques (10 à 12 environ exceptionnellement 18; Pl. I, fig. 2) limitées par des bandes transversales étroites et claires. La taille et l'aspect de ces unités varient d'une racine à l'autre, mais aussi au sein d'une même racine. Selon leur taille (vue en coupe longitudinale), on peut grouper ces unités en trois catégories :

a) Unités de dimensions moyennes (140-180 nm). Ce sont les plus fréquemment observées (Pl. II, fig. 8; Pl. III, fig. 10, 11; Pl. V, fig. 17). Chacune comprend une zone centrale (Zc) fibreuse et relativement claire et de chaque côté une zone périphérique (Zp) relativement sombre. On distingue dans la zone centrale des microfibrilles de 3 nm environ de diamètre, torsadées par 2 ou plus (Pl. V, fig. 17) à la façon d'écheveaux plus ou moins lâches. Ces écheveaux, dont le diamètre est variable (de 8 à 10 nm en moyenne), sont disposés sensiblement parallèlement à l'axe de la racine contractile. Ils s'enchevêtrent et s'anastomosent localement dessinant ainsi une sorte de réseau « en nid d'abeille ».

Dans les zones périphériques sombres on distingue des figures en forme d'anneau, d'S ou de chevron, de tailles semblables à celles des écheveaux.

Au niveau des bandes limitantes, les écheveaux ou les microfibrilles isolées s'entrecroisent. Enfin des anastomoses se produisent latéralement et forment parfois une strie sombre supplémentaire (Pl. V, fig. 17).

b) Unités de faibles dimensions (90-120 nm; Pl. III, fig. 12; Pl. IV, fig. 14 et 15). Dans ce cas la zone centrale fibreuse n'est que peu ou pas visible et les zones sombres périphériques sont quasiment confondues. Les figures décrites précédemment pour les zones sombres occupent toute la largeur de l'unité, les bandes limitantes claires étant toujours visibles.

En coupe transversale on voit aussi des structures en anneau, de taille variable et très serrées les unes contre les autres, (ces cas correspondant vraisemblablement à des coupes au niveau des unités de faibles dimensions, Pl. IV, fig. 13).

c) Unités de grandes dimensions (200 à 250 nm; Pl. III, fig. 11; Pl. IV, fig. 16). L'opacité des zones périphériques s'estompe de plus en plus et tout apparaît uniformément fibreux. Les écheveaux sont parallèles au grand axe de la racine striée, plus ou moins torsadés, mais il n'y a plus de figure en réseau.

Dans les bandes limitantes 2 stries apparaissent parfois. Il faut noter d'autre part que je n'ai jamais observé de racines formées uniquement d'unités de grande taille.

IV. — INTERPRÉTATION ET CONCLUSIONS

1) Dans le matériel étudié l'état de contraction des racines striées est très variable. Cette observation suggère que le mode de fixation employé n'est pas le responsable principal de l'allongement ou du raccourcissement de ces organites contractiles. Je n'ai pas employé de traitement particulier (soit avec eau de mer sans calcium, soit avec eau de mer enrichie en calcium) : les images que j'ai observées doivent donc, dans une certaine mesure, refléter l'état normal des racines striées dans la cellule vivante, à un moment donné.

2) Les microfibrilles qui constituent les racines striées de *Tetraselmis* ont un diamètre (3 nm) équivalent à celui des microfilaments des structures de Protistes précédemment mentionnés (i. e. 2,4 nm pour les Dinoflagellés, 2 à 3 nm pour *Sticholonche*, 3 nm pour les *Acanthaires*, 4 nm pour *Stentor*). Cette faible taille suggère que, chez *Tetraselmis*, pas plus que chez les Protistes précédents, il ne s'agit de filament d'actine²; mais la vérification avec HMM (= Heavy meromyosine) reste encore à faire.

3) Les microfibrilles apparaissent torsadées par 2, les torsades ayant un diamètre variable. De plus, elles sont anastomosées par endroits de façon plus ou moins régulière, formant dans certains cas un réseau. Enfin, des anastomoses latérales, qui paraissent permanentes, s'observent au niveau des bandes limitantes.

Toutes ces figures peuvent s'interpréter de la façon suivante :

a) les unités périodiques de dimensions moyennes correspondent à un état de demi-contraction. Dans la partie centrale claire, les microfibrilles sont spiralées faiblement. Les écheveaux formés sont relativement minces et par conséquent les anastomoses qui les relient de place en place se voient nettement; l'ensemble formant un réseau de mailles plus ou moins étirées suivant l'état de contraction.

Au contraire, de part et d'autre de cette zone centrale, les microfibrilles sont plus fortement spiralées avec des tours de spires plus serrés (et par conséquent de diamètre plus grand). Les écheveaux deviennent plus épais et plus courts. Ils se plient sur eux-mêmes, se tordent et forment les figures décrites (anneau, fragment d'hélice ...) dans les zones sombres. A ce stade les anastomoses ne se distinguent pas, probablement parce qu'elles sont confondues les unes avec les autres.

b) dans les unités périodiques de faibles dimensions (120 à 90 nm), la contraction est totale. La spiralisation a gagné le centre, et partout apparaissent ces figures plus ou moins circulaires dues à la torsion des écheveaux. Contrairement aux observations de SALISBURY (1982) ces zones sont structurées et non amorphes, au moins au degré de contraction étudié ici.

c) dans les unités de grandes dimensions, le phénomène inverse se produit : la relaxation est due à la déspiralisation des microfibrilles, les écheveaux de-

2. Les diamètres plus importants de 5 à 7 nm et de 4 à 9 nm, observés chez *T. subcordiformis* (SALISBURY et FLOYD, 1978; SALISBURY et al., 1981), correspondent vraisemblablement aux torsades de 2 microfibrilles.

viennent plus fins et se rapprochent de façon plus ou moins parallèle au grand axe de la cellule. Selon cette interprétation, une coupe longitudinale idéale devrait permettre de suivre les microfibrilles torsadées du haut en bas de la racine striée contractile.

d) les bandes claires limitantes persistent dans tous les cas (leur aspect diffère suivant le plan de coupe³). Elles correspondent à des endroits privilégiés³ où les microfibrilles sont anastomosées latéralement de façon permanente. Entre les 2 plans d'anastomoses les microfibrilles se spiralisent peu ou pas. Finalement ces bandes limitantes apparaissent comme des lieux où commence la spiralisation des microfibrilles qui gagne ensuite le centre des unités périodiques. L'opération inverse se fait au moment de la relaxation. Ainsi, en plus de la polarité de contraction que j'ai observée, comme MELKONIAN (1979), dans les racines striées (Pl. II, fig. 8; Pl. III, fig. 10), il apparaît aussi une polarité dans la spiralisation des unités périodiques.

4) Cet agencement correspond d'assez près à celui des microfilaments (de même diamètre) des myonèmes d'Acanthaires. Le modèle imaginé par J. et C. FEBVRE (1982, fig. 31) pour expliquer ces structures peut donc s'appliquer ici.

Selon ce modèle, les microfilaments de 3 nm sont torsadés en hélices inversées. Leur spiralisation plus ou moins serrée entraîne le raccourcissement des torsades qu'ils constituent et augmente leur diamètre (ce qui entraîne, *ipso facto*, le raccourcissement du myonème et l'augmentation de son diamètre). La déspiralisation provoque le phénomène inverse. Les anastomoses situées régulièrement le long des microfilaments se connectent au moment de la spiralisation (= contraction) en formant des stries transversales supplémentaires dans les bandes périodiques (LZ).

Les myonèmes d'Acanthaires, dont les unités périodiques LZ varient de 800 nm à l'état relaxé à 100 nm à l'état contracté, sont des formations plus importantes que les racines striées de *Tetraselmis* dont les unités dans les mêmes conditions varient de 250 à 90 nm⁴. De plus, le nombre de sous-unités de chaque LZ (à l'état contracté) est plus élevé chez les Acanthaires que chez *Tetraselmis*.

5) Dans un travail très récent sur *T. subcordiformis*, SALISBURY (1983) suggère que le mécanisme de contraction des rhizoplasts de cette espèce se produirait par une spiralisation des filaments en rapport avec le taux de calcium dans la cellule; il illustre ce mécanisme par un schéma (fig. 6).

Cet auteur a travaillé sur des racines isolées de la cellule et traitées par de l'eau de mer enrichie en calcium, alors que j'ai étudié ces mêmes organites *in situ* et sans intervention d'une telle solution. Cependant, mon travail confirme les conclusions de SALISBURY, malgré quelques différences. Comme il a été

3. C'est d'ailleurs à ce niveau que se produisent des anastomoses avec le noyau (ROBENEK, MELKONIAN, 1979).

4. Des dimensions comparables se retrouvent chez l'espèce marine *T. subcordiformis* (220-170 nm, selon SALISBURY et al., 1981) et chez l'espèce d'eau douce *T. cordiformis* (220 à 105 nm, selon MELKONIAN, 1979).

dit précédemment, il semble que l'évaluation par SALISBURY du diamètre des microfibrilles soit exagérée. Les photographies 5a, 5b, 5c, (dont l'échelle n'a pas été donnée) ne permettent pas d'observer les microfibrilles torsadées par deux, mais l'apparence «perlée» (beaded appearance) signalée par l'auteur peut correspondre à de telles torsades.

6) On peut aussi comparer les racines de *Tetraselmis* aux racines striées qui contrôlent le fonctionnement de la pusule de certains Dinoflagellés (CACHON et al., 1982). Leur contraction s'explique par spiralisation de microfilaments (2 à 3 nm de diamètre) torsadés par deux. Mais la taille des unités périodiques et le nombre des sous-unités sont différents.

Chez d'autres Protistes, il existe des structures contractiles formées de microfilaments qui ne sont pas organisés en faisceaux régulièrement striés (CACHON et CACHON, 1981). Mais ces structures «apériodiques» se contractent, de même, par spiralisation d'éléments microfibrillaires.

7) Ainsi des structures contractiles, au premier abord très diverses (par leur aspect, leur taille, leur fonction), possèdent une même unité de fonctionnement : la spiralisation réversible (liée aux taux de calcium dans la cellule) de microfibrilles de diamètre très semblable et torsadées par deux.

Du point de vue purement structural, la différence essentielle semble due à la présence, ou non, d'anastomoses qui conditionnent la cohésion des microfibrilles groupées en faisceaux. Le nombre, la place, la permanence de ces anastomoses expliquent la différence entre sous-unités des myonèmes d'Acanthaires, des racines de Dinoflagellés et de celles de *Tetraselmis*.

REMERCIEMENTS

Je remercie M. et Mme Cachon pour leurs conseils bienveillants au cours de ce travail et pour m'avoir facilité l'accès au microscope électronique de leur laboratoire. Je remercie également M. F. Magne pour ses utiles suggestions dans la mise au point finale du manuscrit, et Mme A. Cippolina pour sa précieuse collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

- BANNISTER, L.H. and TATCHELL, E.C., 1968 - Contractility and the fibre systems of *Stentor coeruleus*. *J. Cell. Sci.* 3 : 295-308.
- CACHON, J., CACHON, M., TILNEY, L.G. and TILNEY, M., 1977 - Movement generated by interaction between the dense material at the ends of microtubules and non action microfilaments in *Sticholonche zanlea*. *J. Cell. Biol.* 72 : 314-338.
- CACHON, J. and CACHON, M., 1981 - Movement by non action filament mechanisms. *Bio Systems* 14 : 313-326.
- CACHON, J., CACHON, M. and BOILLOT, A., 1982 - Flagellar rootlets as myonemal elements for pusule contractility in Dinoflagellates. *Cell. Motility*, 3 : 61-77.
- CHADEFAUD, M., 1941 - Sur l'organisation et la position systématique des flagellés du genre *Pyramidomonas*. *Rev. scient.* 79 : 113-114.

- CHRISTENSEN, T., 1962 — Alger in «Botanik», 2 «Systematik Botanik» n° 2 (T.W. Böcher, M. Lange and T. Sørensen ed.), Munksgaard, Copenhagen : 1-178.
- FEBVRE, J. et FEBVRE-CHEVALIER, C., 1982 — Motility processes in *Acantharia* (Protozoa). I - Cinematographic and cytological study of the Myonemes. Evidence for a helix-coil mechanism of the constituent filaments. *Biol. Cell.* 44 : 283-304.
- HORI, T., NORRIS, R.E. and CHIHARA, M., 1982 — Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (Prasinophyceae). I - Subgenus *Tetraselmis*. *Bot. Mag. Tokyo* 95 : 49-61.
- HUANG, B. and PIKELTA, D.R., 1973 — The contractile process in ciliate, *Stentor coeruleus*. I - The role of microtubules and filaments. *J. Cell. Biology* 57 : 704-728.
- MANTON, I., 1965 — Some phyletic implications of flagellar structure in plants. *Advances in Botanical Research* (Ed. by R.D. Preston), Academic Press, London N. Y., 2 : 1-34.
- MANTON, I. and PARKE, M., 1965 — Observations on the fine structure of two species of *Platymonas* with special reference to flagellar scales and the mode of origin of the theca. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 45 : 743-754.
- McLACHLAN, J. and PARKE, M., 1967 — *Platymonas impellucida* sp. nov. from Puerto Rico. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 47 : 733-743.
- MELKONIAN, M., 1979 — An ultrastructural study of the flagellate *Tetraselmis cordiformis* Stein (Chlorophyceae) with emphasis on the flagellar apparatus. *Protoplasma*, 98 : 139-151.
- MELKONIAN, M., 1980 — Ultrastructural aspects of basal body associated fibrous structures in green algae : a critical review. *BioSystems*, 12 : 85-104.
- MOESTRUP, Ø., 1978 — On the phylogenetic validity of the flagellar apparatus in green algae and other chlorophyll a and b containing plants. *BioSystems*, 10 : 117-144.
- MOESTRUP, Ø., 1982 — Flagellar structure in algae : a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fucophyceae), Euglenophyceae and *Reckertia*. *Phycologia* 21 (4) : 427-528.
- NORRIS, R.E., HORI, T. and CHIHARA, M., 1980 — Revision of the genus *Tetraselmis* (class Prasinophyceae). *Bot. Mag. Tokyo*, 93 : 317-339.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1975 — Green Algae : Structure, Reproduction and Evolution in selected genera. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 606 p.
- PROVASOLI, L., 1968 — Media and prospects for the cultivation of marine algae. In : Cultures and collection of algae. Proc. U.S. Japan conference, Hakone, sept. 1966; A. Watanabe and A. Hattori, editors, *Jap. Soc. Plant. Physiol.* : 63-65.
- ROBENEK, H. and MELKONIAN, M., 1979 — Rhizoplast-membrane associations in the flagellate *Tetraselmis cordiformis* Stein (Chlorophyceae) revealed by freeze-etching and thin sections. *Arch. Protistenkd.*, 122 : 340-351.
- SALISBURY, J.L., 1982 — Calcium-sequestering vesicles and contractile flagellar roots. *J. Cell. Sci.* 58 : 433-443.
- SALISBURY, J.L., 1983 — Contractile flagellar roots : the role of calcium. *J. Submicrosc. Cytol.* 15 (1) : 105-110.
- SALISBURY, J.L. and FLOYD, G.L., 1978 — Calcium-induced contraction of the rhizoplast of a quadriflagellate green alga. *Science* 202 : 975-977.
- SALISBURY, J.L., SWANSON, J.A., FLOYD, G.L., HALL, R. and MAIHLE, U.J., 1981 — Ultrastructure of the flagellar apparatus of the green alga *Tetraselmis subcordiformis* with special consideration given to the function of the rhizoplast and rhizanchora. *Protoplasma*, 107 : 1-11.
- SPURR, A.R., 1969 — A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26 : 31-43.
- STEWART, K.D. and MATTOX, K.R., 1978 — Structural evolution in the flagellated cells of cells of green algae and land plants. *BioSystems*, 10 : 145-152.

LEGENDES DES FIGURES

Planche I

Fig. 1 : coupe longitudinale d'une cellule montrant l'organisation générale de la partie antérieure d'un *Tetraselmis* : 4 flagelles dans la dépression apicale; sous celle-ci, section incomplète de 2 rhizanchora (flèches); les 2 racines, striées contractiles emettent deux corpuscules basaux du côté proximal, s'appuyent contre le noyau; à gauche, l'extrémité distale d'une racine se trouve non loin du stigma; le pyrénotide à la partie inférieure entouré de calorres d'amidon est du type *parviselmis* ($\times 14000$). — Fig. 2 : une racine striée contractile (exceptionnellement longue) en coupe oblique ($\times 20000$). Fig. 3 : coupe transversale dans rhizanchora montrant 4 microtubules (flèches) ($\times 60000$). — Fig. 4 : coupe longitudinale montrant 2 des 4 rhizanchora (qui tapissent intérieurement le fond de la dépression apicale) et leur relation avec un corpuscule basal ($\times 30000$).

Planche II

Fig. 5 : coupe transversale (légèrement oblique) dans la partie apicale de la cellule; on y voit la section de 3 des 4 rhizanchora, 2 corpuscules basaux à droite reliés par des interconnexions en Z (flèche), 2 sections transversales de flagelles dans la dépression apicale ($\times 20000$). — Fig. 6 : idem, un peu plus profondément, on voit les sections des 4 corpuscules basaux (1, 2, 3, 4) reliés par des interconnexions striées périodiquement; en haut à gauche extrémité proximale d'une racine striée contractile entre les corpuscules basaux 1 et 2 ($\times 30000$). — Fig. 7 : coupe transversale au niveau des corpuscules basaux; extrémité proximale des 2 racines striées contractiles ($\times 30000$). — Fig. 8 : coupe longitudinale oblique. On y voit une racine striée contractile dans sa totalité. Elle est constituée de 10 unités périodiques, dont 5, à la partie proximale, sont à l'état semi-contractionné; les autres à la partie distale, à l'état relâché ($\times 30000$). Fig. 9 : coupe longitudinale oblique : la racine striée est vue dans sa totalité, à l'état contractionné. Elle adhère au plasmalemme par des gros cordons fibreux (têtes de flèches), à ce niveau la paroi est invaginée, les sections des 4 corpuscules basaux sont visibles. Des interconnexions striées périodiquement sont indiquées par les petites flèches ($\times 30000$).

Planche III

Fig. 10 et 11 : coupes longitudinales obliques montrant des racines semi contractionnées à la partie proximale, et relâchées à la partie distale ($\times 35000$). Fig. 12 : idem, montrant une racine striée dans sa totalité à l'état entièrement contractionnée. Les bandes limitantes claires persistent, séparant 13 unités périodiques entièrement sombres (le plasmalemme en bas à droite est détaché de la paroi qui n'apparaît pas dans ce cliché) ($\times 35000$).

Planche IV

Fig. 13 : coupe transversale d'une racine striée contractile, on y voit des figures en anneau, anastomosées les unes aux autres (flèche) ($\times 60000$). — Fig. 14 et 15 : coupe longitudinale de racines striées à différents degrés de contraction. Les bandes claires séparant les unités périodiques persistent. Ces dernières sont constituées de figures en anneaux, spirales épaisses qui se voient bien à la partie distale de la racine (flèches blanches) ($\times 60000$). Fig. 16 : fragment de racine striée contractile à l'état relâché. On y distingue les microfibrilles plus ou moins torsadées formant des écheveaux. A certains endroits l'entrecroisement de 2 fines microfibrilles est net (flèches blanches) ($\times 100000$).

Planche V

Fig. 17 : coupe longitudinale partielle d'une racine striée à l'état semi-contractionné. Les bandes claires limitantes (flèches noires) sont doublées de part et d'autre de zones sombres (zp) entourant des zones centrales claires et fibreuses (zc). La spiralisation des microfibrilles torsadées par deux (flèches blanches), les anastomoses formant des figures en « nid d'abeille » (dans le rond) se distinguent bien. Au bas de la photographie entre les doubles flèches, des anastomoses latérales forment une ligne sombre transversale au niveau des bandes limitantes ($\times 150000$).

Abbréviations : N, noyau; S, stigma; P, pyrénotide; Rs, racine striée contractile; Rh, rhizanchora; cb, corpuscule basal; zc, zone centrale; zp, zone périphérique.



Planche I

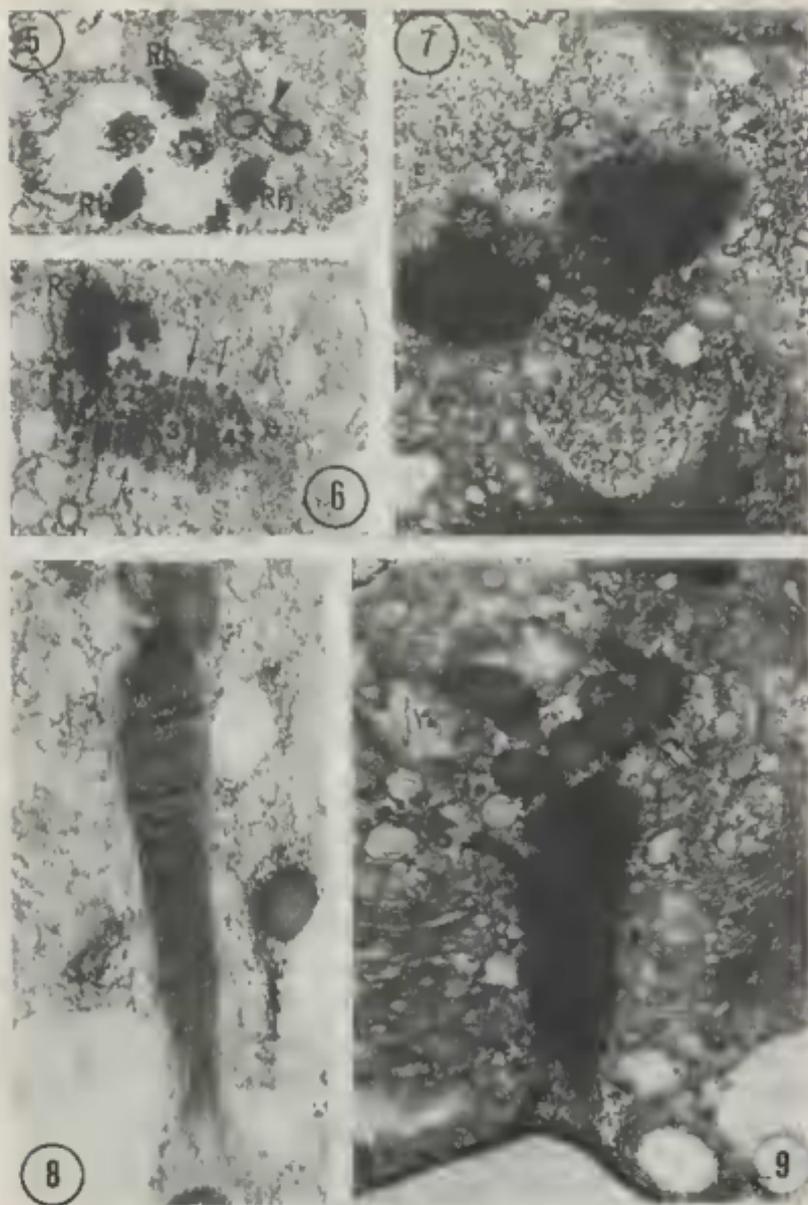


Planche II



Planche III

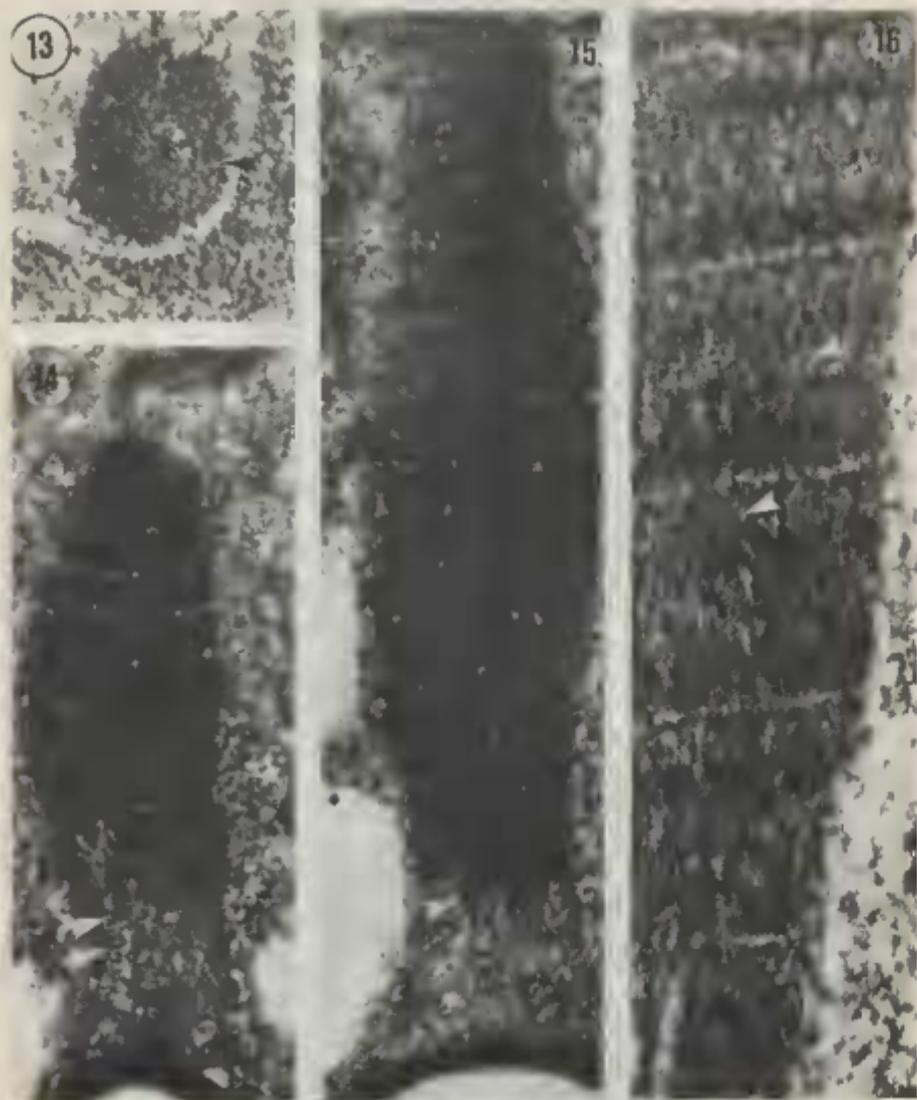


Planche IV

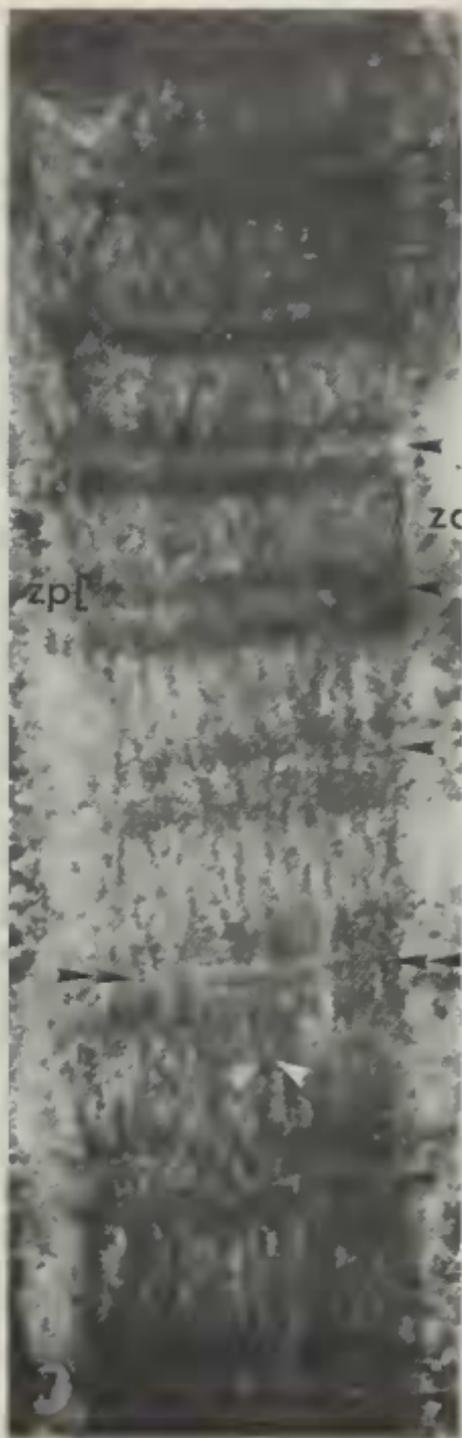


Planche V